SPIXIANA	8	2	101–118	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0341-8391

Vergleichende Untersuchungen zur Temperatur-, Feuchtigkeits- und Helligkeitspräferenz bei einigen Arten der Lycosidae, Hahniidae und Linyphiidae (Araneae)

Von **Barbara Baehr**

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

Comparative investigations to the preference of temperature, humidity and light intensity of some spiders (Araneae: Lycosidae, Hahniidae, Linyphiidae).

Temperature, humidity and light preferences of some typical species of spiders (families: Lycosidae, Hahniidae, Linyphiidae) from different forest habitats were investigated in the laboratory. Species of humid forest habitats (e. g. densely grown edges of small forest pools) and species of the forest floor or of the leaf litter, respectively, exhibit very different reactions with regard to the factors mentioned. All riparian species in the laboratory react rather hygrophilous, most forest floor species prefer drier conditions. No species of the forest floor showed any change of its temperature when the degree of the humidity was altered, while all riparian species do so. The investigated Lycosidae give an impression, in which way the abiotic factors are subordinated one another, or interact, respectively. For most species humidity is probably the most important or limiting factor. In some cases, however, humidity is replaced by other factors, e. g. light intensity, vegetation structure, food supply or concurrence by other predacious species.

Einleitung

Im Rahmen vergleichender Untersuchungen zur Habitatbindung von Spinnen in Wäldern des Schönbuchs bei Tübingen erhob sich die Frage, inwieweit abiotische Faktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit und Licht, die Einnischung der Arten bestimmen.

Es ist schon länger bekannt, daß kleinklimatische Schwankungen die Habitatwahl der Arten besonders beeinflussen (Bodenheimer & Schenkin 1928). Auch Knülle (1952) und Wasner (1977) weisen darauf hin, daß für die Bindung der Arten an unterschiedliche Biotope neben der Raumstruktur gerade diese Faktoren von großer Bedeutung sind. Diese können jedoch nicht absolut ermittelt werden, da sie teilweise miteinander verknüpft sind und sich gegenseitig bedingen können. Für Präferenzversuche zur Hygrophilie stellt Wasner (1977) für die *Europhilus*-Arten (Carabidae) fest, daß „ein von den jeweiligen physiologischen Ausgangsbedingungen unabhängiges, konstantes und von der Versuchsdauer unabhängiges Präferendum nicht existiert, sondern daß artspezifische Unterschiede in der Geschwindigkeit der Veränderung der momentanen Hygrophilie auftreten“. Untersuchungen zur Thermophilie der Spinnen (Nørgaard 1951, Wolska 1957) zeigen, daß außerdem die aktuelle Biotoptemperatur die Temperaturpräferenz der Tiere deutlich beeinflußt.

An einigen für bestimmte Habitate typischen und häufigen Spinnenarten wurden in Laborversuchen unter Berücksichtigung der oben genannten Einschränkungen die Lebensansprüche bezüglich Temperatur, Feuchtigkeit und Helligkeit untersucht.

Da für die Versuche die jahreszeitlich aktuellen Biotoptemperaturen und der physiologische Zustand der Tiere zu berücksichtigen sind, wurden alle Versuchstiere mindestens einen Tag in Polystyrolgläschen, die mit befeuchtetem Filterpapier und feuchten Moosästchen bestückt waren, gehalten und ausreichend mit Drosophila gefüttert. Die Gläschen standen in Thermokonstantschränken bei 21°C, 1500 Lux und einem 12/12 Stunden Licht-Dunkel-Wechsel. Dies entsprach etwa dem durchschnittlichen Tagestemperaturmaximum im Biotop. Im Versuch wurden jeweils 8–10 Tiere gleichzeitig getestet. Nach einer 30minütigen Eingewöhnungszeit wurde der Aufenthaltsort der Tiere im 15minütigem Rhythmus festgestellt, wobei nur die ruhig sitzenden Tiere gezählt wurden.

Temperaturpräferenz

Versuche zur Temperaturpräferenz wurden mit einer ringförmigen Temperaturorgel nach Krüger & Jakoleff (Krüger 1952) durchgeführt. Bau und Funktion sind in Wasner (1977) angegeben. Dr. G. Mickoleit, Tübingen, möchte ich für die Bereitstellung der Orgel herzlich danken. In der Orgel konnte ein Temperaturgradient von 6–36°C erreicht werden. Gekühlt wurde mit einem Ultrathermostat Frigo-Mix 1495, Typ Nr. 850102 (B. Braun). Um die Luftfeuchtigkeit möglichst konstant zu halten, wurde die Orgel mit Filterpapier ausgelegt. War das Filterpapier unbefeuchtet, herrschte eine Luftfeuchtigkeit von 55–60% in der Orgel. Mit befeuchtetem Filterpapier wurden Werte zwischen 85–100% erreicht. Die Feuchten wurden mit einem Anzeiger für relative Luftfeuchtigkeit (Máchere-Nagel) kontrolliert. Alle Versuche fanden bei einer Beleuchtung von 900 Lux statt.

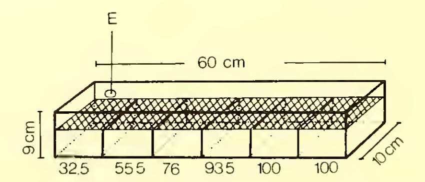


Abb. 1: Versuchsanordnung der Feuchtigkeitsorgel.

Für die Versuchsauswertung wurden die Aufenthaltsfrequenzen für jeweils 5°C zusammengefaßt. Außerdem wurde der Zentralwert oder Median der Frequenzverteilung über den gesamten Gradienten bestimmt. Der Median gibt den Wert an, der die Verteilung (hier Frequenzverteilung) in zwei gleich große Hälften teilt, so daß jeder Teil 50% enthält (siehe Sachs 1978, S. 74). Bei der Auswertung von schiefen Verteilungen, wie sie viele biologische Kurven aufweisen, ist die Anwendung des Medianwertes häufig biologisch sinnvoller als das arithmetische Mittel (Wasner 1977).

Feuchtigkeitspräferenz

Die Versuche wurden in einem etwa 60 cm langen, 10 cm breiten und 9 cm hohen Gefäß durchgeführt (Außenmaße). Das Gefäß war in 6 Kammern eingeteilt, die mit Wasser bzw. verschiedenen gesättigten Salzlösungen gefüllt waren. Über den Kammern war eine feinmaschige Kunststoffgaze gespannt, die den Tieren als Lauffläche diente. Das Gefäß wurde oben durch eine Plexiglasplatte verschlossen (Abb. 1). Die Versuchstiere wurden alle am trockensten Pol eingelassen (E).

Folgende relative Luftfeuchten wurden durch die Salzlösungen erreicht:

Salz	% r. F.
$CaCl_2 6H_2O$	32.5
$Ca(NO_3)_2 4H_2O$	55.5
NaCl	76.0
KNO_3	93.5
H_2O	100.0

% r. F. Angaben nach WINSTON & BATES (1960).

Die Versuche wurden bei 24°C und 900, 60 und 12 Lux durchgeführt.

Helligkeitspräferenz

Die Präferenzspektren wurden in einer zylindrischen Lichtorgel bestimmt. Eine Petrischale (20 cm Ø) wurde durch Stege in 6 gleich große Kammern geteilt. Die Stege besaßen Schlitze, damit die Tiere ungehindert von einer Kammer in die nächste gelangen konnten. Über die Petrischale wurde ein mit Aluminiumfolie ausgeschlagener Zylinder gestülpt, in dem sich eine Leuchtstoffröhre (Philips SL 18, 18 Watt, 900 Lumen) befand. Die Lichtabstufungen der einzelnen Sektoren wurden mit Graufiltern aus Transparentpapier erzeugt. Die Lichtintensitäten wurden mit der Selenzelle eines Luxmeters gemessen. Temperaturschwankungen erwiesen sich als vernachlässigbar gering. Folgende Lichtintensitäten wurden hergestellt (Abb. 2).

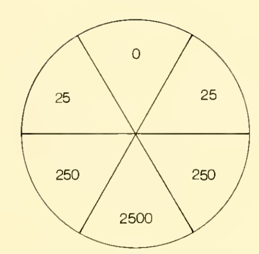


Abb. 2: Lichtintensitäten (gemessen in Lux), die in der Orgel erreicht wurden.

Die Versuche fanden bei 24°C und nahezu 100% r. F. statt. Die hohe Luftfeuchtigkeit wurde dadurch erreicht, daß der Petrischalenrand mit befeuchtetem Filterpapier ausgelegt war. Die Tiere selbst konnten durch einen Spiegel von unten durch den Schalenboden betrachtet und ihre Position konnte registriert werden.

Auswertung der Versuche – Präferenz-Index

Das unterschiedliche Präferenzverhalten der untersuchten Tiere gegenüber Licht und Feuchtigkeit kann auf einfache Weise berechnet werden, indem die Aufenthaltsfrequenz in den dunkelsten Kammern, bzw. feuchtesten Kammern mit denen der hellsten bzw. trockensten Kammern verglichen wird. Während WASNER (1977) die mittleren Stufen außer acht läßt, werden sie hier mit dazugerechnet. Dieses Präferenzmaß wurde bei Untersuchungen zur Feuchte- und Helligkeitspräferenz u. a. von VAN HEERDT et al. (1957), PERTUNEN (1951, 1952, 1953), PIELOU & GUNN (1940) benutzt.

Ist $p_D = 100\%$, so halten sich alle Tiere während des ganzen Versuchs in den dunkelsten Kammern auf. Ist $p_D = 0\%$, sind die Tiere in den Kammern mehr oder weniger gleich verteilt. Bei $p_D = -100\%$ sind die Tiere während des Versuchs auf die helleren Kammern konzentriert. Das Gleiche gilt entsprechend für p_F.

$$p_D = \frac{100 \quad (D-H)}{N_L} \% \qquad s_P = \pm \sqrt{\frac{p \quad (100-p)}{N_L} \%}$$

$$p_F = \frac{100 \quad (F-T)}{N_F} \% \qquad s_P = \pm \sqrt{\frac{p \quad (100-p)}{N_F} \%}$$

D: Frequenz in den Kammern: 25, 25, 0 Lux
H: Frequenz in den Kammern: 2.500, 250, 250 Lux
F: Frequenz in den Kammern: 100 %, 100 %, 93 % r. F.
T: Frequenz in den Kammern: 76 %, 55,5 %, 32 % r. F.
N_L: Gesamtfrequenz in der Lichtorgel
N_F: Gesamtfrequenz in der Feuchteorgel
S_p: Standardabweichung

Autökologische Charakterisierung der untersuchten Arten

Für die Interpretation der Laborexperimente ist die Kenntnis des Lebensraumes der Tiere mit zu berücksichtigen. Daher werden die Biotopansprüche der Arten laut Literatur und eigener Untersuchung hier angeführt.

Lycosidae:

Pardosa lugubris (Walckenaer, 1802) wird von Palmgren (1972) als "the most typical forest species among the *Pardosa*" bezeichnet. Maurer (1980) hält sie für eine stenotope Waldart, Tretzel (1952) bezeichnet sie als mesök-hemiombrophil-hemihygrophil und Becker (1977) als euryöke Waldart. Meine Ergebnisse stimmen am besten mit denen von Braun & Rabeler (1969) überein. Dort wird sie als „stets im Walde gefundene Art, die Laubwälder, zumindest in der Ebene vorzieht", charakterisiert. – Im Schönbuch tritt sie in Massen auf, sobald sonnenbeschienene Laubstreu vorhanden ist.

Pirata hygrophilus Thorell, 1872 hält sich dagegen mehr an beschatteten, sehr feuchten Stellen auf. Lehmann (1958) fand sie in Laubstreu der Bruchwälder und in Torfmoosen. Tretzel (1952) bezeichnet sie als stenöke ombrobiont-hygrobionte Art. – Im Schönbuch ist sie an den Rändern von beschatteten Waldtümpeln und unter überhängenden Grashalmen von Bülten häufig.

Pirata latitans (Blackwall, 1841) gilt als stenöke photobionte hygrobionte Art (Tretzel 1952), die neue und unreife Systeme besiedelt und empfindlich gegenüber biologischen Regulatoren reagiert (Maurer 1980). Als Vorzugsbiotope werden Sumpfwiesen (Tretzel 1952), Regenerationsflächen der Hochmoore (Hiebsch 1977), „marshes" (Locket & Millidge 1951) angegeben. – Im Schönbuch ist *Pirata latitans* häufig an sonnigen, aber sumpfigen Waldwiesen, die offene Lehmstellen aufweisen.

Pirata uliginosus Thorell, 1853 gehört nach Casemir (1976) und Hiebsch (1977) zur Spinnenfauna der Hochmoore. Moritz (1963) zählt sie zur Spinnengesellschaft des Kiefernmischwaldes. Braun (1976) stellt fest, daß diese Art außer einer gewissen Feuchtigkeit auch ein gewisses Maß an Belichtung beansprucht, wobei die Möglichkeit nicht auszuschließen ist, daß die Art in Wirklichkeit thermophil ist.

P. uliginosus trat in den wärmsten Bereichen des Untersuchungsgebiets an Waldtümpeln und ihrer weiteren Umgebung in lichten Kiefernwäldern auf.

Hahniidae:

Antistea elegans (Blackwall, 1841) ist in den Sphagneten der Hochmoorflächen häufig anzutreffen (Casemir 1976, Hiebsch 1977, Schaefer 1976). Die nach Tretzel (1952) photophile-hygrobionte Art kommt jedoch auch an Gewässerrändern und sonstigen Feuchtstellen vor und wird von Maurer (1980) als Pionierart bezeichnet, die in unreife Systeme eindringt, jedoch empfindlich gegenüber biologischen Regulatoren ist. – Im Untersuchungsgebiet tritt die Art zusammen mit *P. hygrophilus* an breiteren Uferzonen regelmäßig auf.

Hahnia helveola SIMON, 1875 und *Hahnia montana* (BLACKWALL, 1841) kommen beide im feuchten Moos und in der Bodendecke der Wälder vor (HARM 1966). *Hahnia montana* scheint Gebirge mittlerer Höhenlage vorzuziehen, während *Hahnia helveola* sowohl in Wäldern der Ebene wie im Gebirge anzutreffen ist (HARM 1966). – *Hahnia helveola* trat im Untersuchungsgebiet sowohl in der Buchenwaldstreu als auch unter Moos und moderndem Gras häufig auf, während *Hahnia montana* fast ausschließlich in der oberen Streuschicht eines Kiefernwaldes zu finden war.

Linyphiidae:

Microneta viaria (BLACKWALL, 1841) gehört zu den häufigeren Laubstreuarten (WIEHLE 1956). Sie fehlt nur in ausgesprochen trockener bzw. nasser Laubstreu. – Im Schönbuch war sie bevorzugt in den oberen Schichten der Buchenwaldstreu zu finden.

Hilaira excisa (O. P.-CAMBRIDGE, 1870) wird ebenso wie *Antistea elegans* häufig für Hochmoore genannt (CASEMIR 1976). BRAUN (1976) vergleicht alle ihm bekannten Fundorte und weist darauf hin, daß die Art im mitteleuropäischen Flachland auf Hochmoore beschränkt sein könnte, daß sie jedoch in ihrem Hauptverbreitungsgebiet, in den Gebirgen und in Nordeuropa, mehr eurytop auftritt. Im Schönbuch kommt sie, vergesellschaftet mit *Antistea elegans* und *Pirata hygrophilus*, nur an vegetationsreichen Ufern vor.

Ergebnisse

Temperaturpräferenz der Lycosidae

Die Ergebnisse der Versuche, die fast alle von Mitte Mai bis Mitte Juni 1981 und 1982 stattfanden, werden in Histogrammen zusammengefaßt. Die fast immer eingipflige, schiefe Frequenzverteilung zeigt, daß die Versuchsgruppen eine ausgeprägte Frequenzreaktion im Temperaturgradienten besitzen. Diese ist, zumindest bei den untersuchten *Pirata*-Arten, sehr stark von der in der Orgel herrschenden Feuchtigkeit abhängig.

Weibchen mit Kokon

Eine Frequenzverteilung mit ausgeprägtem Maximum besitzen die Weibchen mit Kokon aller 4 Arten (Abb. 3). Diese wird bei 100% Luftfeuchtigkeit am deutlichsten. Das Maximum (100% r. F.) liegt bei *P. lugubris* und *P. latitans* bei 25–30° C, bei *P. uliginosus* und *P. hygrophilus* zwischen 20–25° C. Während die ♀♀ mit Kokon von *P. lugubris* sich durch herabgesetzte Feuchtigkeit (55–60% r. F.) nicht beeinflussen lassen, liegen die Maxima der *Pirata*-Arten deutlich niedriger (Abb. 3).

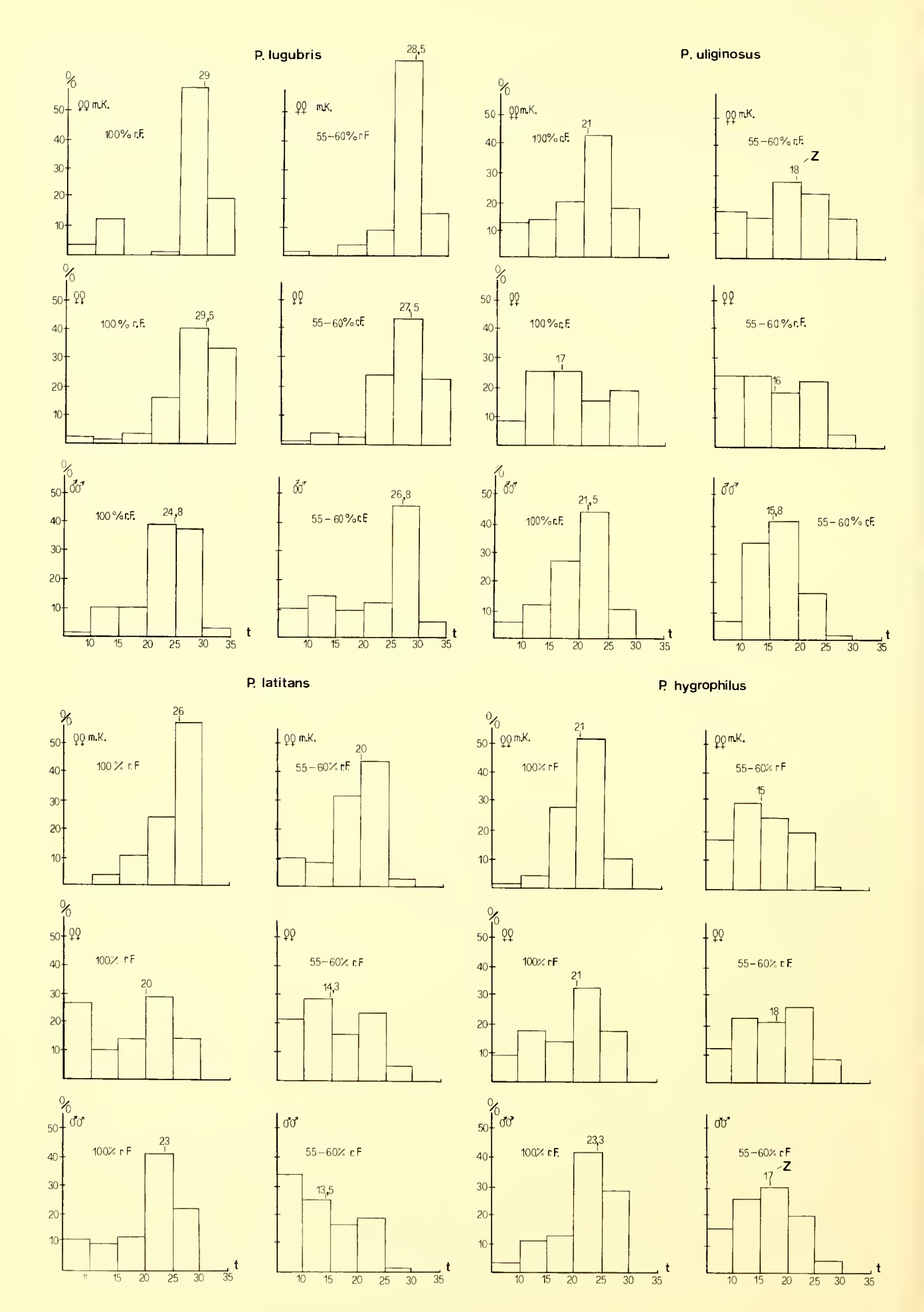
Weibchen ohne Kokon

Bei den ♀♀ ohne Kokon sind die Maxima viel weniger ausgeprägt. Während die ♀♀ von *P. lugubris* und *P. hygrophilus* bei 100% r. F. die gleichen Aufenthaltsmaxima wie die ♀♀ mit Kokon besitzen (20–25° C bzw. 25–30° C), gehen die Maxima von *P. uliginosus* und *P. latitans* um jeweils 5° C zurück (Abb. 3).

Die Aufenthaltsfrequenz von *P. lugubris* bleibt auch bei 55–60% r. F. wieder unverändert, die Maxima der *Pirata*-Arten verschieben sich auch hier zu niedrigeren Temperaturen.

Männchen

Eine ähnlich ausgeprägte Reaktionsweise wie die ♀♀ mit Kokon besitzen auch die ♂♂. Auch hier sind deutliche Maxima in der Frequenzverteilung festzustellen, allerdings etwas weniger ausgeprägt als bei den ♀♀ mit Kokon. Bei 100% r. F. liegen die Maxima aller 4 Arten bei 20–25° C. Bei 55–60% r. F.


P. lugubris
P. uliginosus
P. latitans
P. hygrophilus
♀♀ m.K.
♀♀
♂♂
100% r.F.
55–60% r.F.
%
t
Z

dagegen reagieren die ♂♂ ganz unterschiedlich. Die ♂♂ von *P. lugubris* haben dann ihre höchste Aufenthaltsfrequenz bei 25–30° C. Für *P. uliginosus* und *P. hygrophilus* geht sie auf 15–20° C und für *P. latitans* gar auf 5–10° C zurück (Abb. 3).

Vergleich der Zentralwerte (Mediane)

Ein Vergleich der Zentralwerte zeigt deutliche Unterschiede in der Thermophilie der Arten. Bei 100% r. F. unterscheiden sich die Zentralwerte der ♂♂ am wenigsten *(P. uliginosus:* 21,5, *P. hygrophilus:* 23,5, *P. latitans:* 23,3, *P. lugubris:* 24,8° C). Bei den ♀♀ mit Kokon dagegen sind die Unterschiede viel größer. *P. uliginosus* und *P. hygrophilus* bevorzugen tiefere Temperaturen (21° C), während die Werte von *P. latitans* (26° C) und *P. lugubris* (29° C) 5–8° C höher liegen.

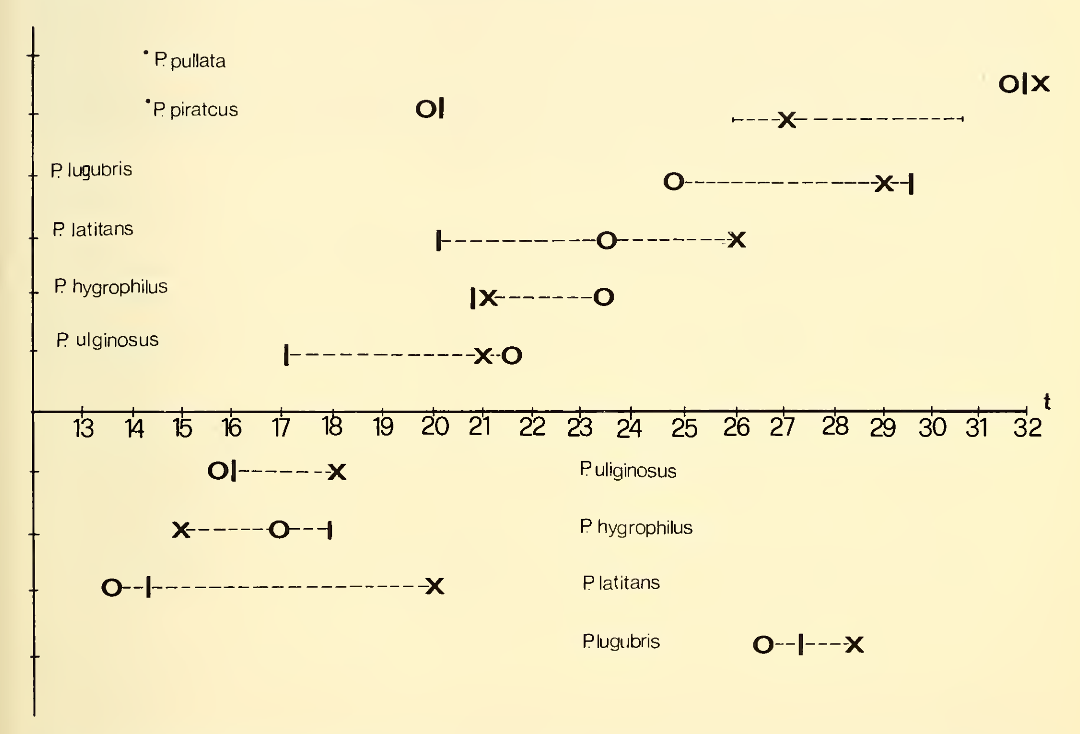


Abb. 4: Verteilung der Zentralwerte der ♀♀ m. K. (X), ♀♀ (I), ♂♂ (o) bei 100% r. F. (oben) bzw. 55–60% r. F. (unten) für die untersuchten Lycosidae.

Abb. 3: Verteilung der Aufenthaltsfrequenz im Temperaturgradienten.

P. lugubris
♀♀ m. K. (mit Kokon) (100%: N = 100; 55–60%: N = 378)
♀♀ o. K. (ohne Kokon) (100%: N = 170; 55–60%: N = 158)
♂♂ (100%: N = 153; 55–60%: N = 193)

P. uliginosus
♀♀ m. K. (100%: N = 332; 55–60%: N = 268)
♀♀ o. K. (100%: N = 232; 55–60%: N = 229)
♂♂ (100%: N = 188; 55–60%: N = 220)

P. latitans
♀♀ m. K. (100%: N = 97; 55–60%: N = 132)
♀♀ o. K. (100%: N = 95; 55–60%: N = 131)
♂♂ (100%: N = 157; 55–60%: N = 196)

P. hygrophilus
♀♀ m. K. (100%: N = 215; 55–60%: N = 135)
♀♀ o. K. (100%: N = 125; 55–60%: N = 255)
♂♂ (100%: N = 231; 55–60%: N = 217)
N: Anzahl der Ablesungen
Z: Zentralwert

Vergleicht man die ♀♀ ohne Kokon, so können die *Pirata*-Arten (17–21° C) deutlich von *P. lugubris* abgegrenzt werden. Aus dem Vergleich der Zentralwerte der Frequenzverteilung bei 55–60% r. F. mit denjenigen von 100% r. F. geht hervor, daß die Zentralwerte der *Pirata*-Arten bei 55–60% r. F. sehr viel niedriger sind (Abb. 4). Die Werte von *P. lugubris* dagegen ändern sich kaum.

Werden die Arten nach zunehmender Thermophilie geordnet, dann ergibt sich zusammenfassend folgende Reihenfolge: *Pirata uliginosus, Pirata hygrophilus, Pirata latitans, Pardosa lugubris.*

Einfluß der relativen Luftfeuchtigkeit auf die Temperaturpräferenz der Lycosidae

Der Grad der Reaktion im Temperaturgradienten auf Feuchtigkeitsunterschiede ist als Maß für die Enge der Einnischung der Arten von großer Bedeutung. Während *P. lugubris* (♂♂, ♀♀, ♀♀ m. K.) in ihrer Vorzugstemperatur kaum von Feuchteunterschieden (+2, –2, –0,5° C) beeinflußt wird, ist dies bei den *Pirata*-Arten sehr ausgeprägt der Fall (Abb. 4). Am stärksten reagiert *P. latitans* (♂♂: –9,9, ♀♀: –5,7, ♀♀ m. K. –6° C) auf Feuchteunterschiede, gefolgt von *P. hygrophilus* (♂♂: –6,3, ♀♀: –3, ♀♀ m. K.: –6° C). Bei der kühlpräferenten *P. uliginosus* ist nur bei den ♂♂ (–5,7° C) eine deutliche Reaktion vorhanden. ♀♀ (–1° C) und ♀♀ m. K. (–3° C) reagieren weniger stark. Diese Ergebnisse lassen den Schluß zu: Je wärmeliebender die *Pirata*-Arten sind, desto stärker reagieren sie auf Feuchteschwankungen mit Änderung ihrer Vorzugstemperatur (VT).

Tab. 1 Feuchtigkeitspräferenz der untersuchten Lycosiden-Arten

	V: I		V:II		V:III		V:IV	
	+ P_F -	N	+ P_F -	N	+ P_F -	N	+ P_F -	N
Pirata hygrophilus	100.0 (16)	10**	56.4±4.7(18) 77.1±5.0(10)	110 99	32.2±4.3(22) 47.6±6.1(7)	79 65	42.1±5.4(11) 66.9±4.4(6)	83 115
Pirata uliginosus	89.7±2.8(17)	117	35.6±4.4(20)	66	26.2±4.8(8) 31.7±7.2(12)	84 41	81.5±3.7(4)	108
Pirata latitans	49.6±4.3(14)	131	0 (13) (19)--3.4±2.4	76 57	53.5±7.6(12) 61.1±8.1(13)	43 36	23.9±5.0(9)	71
Pardosa lugubris	(15)-94.4±2.7	72	(10)-34.8±5.0 (3)-50.7±6.2	89 65	(23)-17.8±4.7 (21)-18.3±3.5	66 120	(11)-11.6±3.4	86

V:I ♀♀ m.K.,die 10 Stunden vor Versuchsbeginn in den Versuch gebracht wurden. Danach wurde die Frequenzverteilung 4 Stunden lang registriert. (Ausnahme P. hygrophilus** , hier saßen alle ♀♀ m.K. nach 10 Stunden in der feuchtesten Kammer.

V:II ♀♀ m.K. Die Frequenzverteilung wurde bereits nach 1/2 Stunde Eingewöhnungszeit 6-8 Stunden lang abgelesen.

V:III ♀♀ o.K. Versuchsablauf wie V:II.

V:IV ♂♂. Nach 30minütiger Eingewöhnungszeit wurde die Häufigkeitsvert. 6 Stunden lang gemessen.

( ) : Versuchsnummer der Versuche

P_F : %tualer Feuchtigkeitsüberschuß, siehe Kap. Methode.

N : Gesamtaufenthaltsfrequenz in den 4 berücksichtigten Kammern.

Feuchtigkeitspräferenz der Lycosidae

Für die Auswertung wurde die Frequenzverteilung der beiden trockensten und der beiden feuchtesten Kammern getrennt erfaßt und der prozentuale Feuchtigkeits- bzw. Trockenheitsüberschuß berechnet (siehe Kap. Methode). Von jeder Art wurden wiederum ♂♂, ♀♀ und ♀♀ m. K. getestet.

Versuchsgruppe I:

♀♀ m. K., die 10 Stunden vor Versuchsbeginn in den Versuch gebracht wurden. Danach wurde die Frequenzverteilung 4 Stunden lang registriert. Jede Art wurde gesondert getestet.

Versuchsgruppe II:

♀♀ m. K. Die Frequenzverteilung wurde bereits nach einer halben Stunde Eingewöhnungszeit 6–8 Stunden lang abgelesen.

Versuchsgruppe III:

♀♀ o. K. Sie wurden wie die vorigen behandelt.

Versuchsgruppe IV:

♂♂. Nach 30minütiger Eingewöhnungszeit wurde die Häufigkeitsverteilung 6 Stunden lang aufgenommen.

Diese Versuche ergaben sicher keine absoluten Vorzugsfeuchten (VF) der Arten. Für einen Vergleich der Arten sind die Ergebnisse jedoch gut geeignet. Eine deutliche Reihenfolge der bevorzugten Feuchtigkeitswerte läßt sich bei den Versuchsgruppen I, II und IV erkennen (Tab. 1). Die Werte der ♀♀ o. K. (ohne Kokon) (Versuchsgruppe III) lassen sich weniger gut einordnen. Die Versuchsgruppen I, II und IV von *P. lugubris* zeigen eine deutliche Bevorzugung der trockeneren Kammern, während alle *Pirata*-Arten die feuchteren Kammern bevorzugen oder zumindest in allen 4 Kammern gleich häufig auftreten (Tab. 1). Dies war bei *P. latitans* am wenigsten deutlich, gefolgt von *P. uliginosus*. am stärksten von der Feuchtigkeit abhängig scheint *P. hygrophilus* zu sein. Bei allen Arten lassen sich die ♀♀ o. K., die in Versuchsgruppe III getestet wurden, nicht eindeutig in eine Rangfolge einordnen. Sie reagieren weniger sensibel auf Feuchtigkeitsschwankungen (Tab. 1) als die ♀♀ m. K. und die ♂♂.

Helligkeitspräferenz der Lycosidae

Für die Auswertung der Helligkeitspräferenz wurden alle Kammern berücksichtigt. Die Ergebnisse lassen keine eindeutigen Schlüsse auf das Lichtbedürfnis der 4 Arten zu. Versuchstiere von *P. lugubris* und *P. latitans* waren etwas häufiger in den helleren Kammern anzutreffen als diejenigen von *P. uliginosus* und *P. hygrophilus*. In Anbetracht der Schwankungsbreite der Ergebnisse sind aber keine weiteren Folgerungen möglich.

	♀♀ m. K. (%)	♀♀ (%)	♂♂ (%)
P. hygrophilus	− 6.6 ± 1.7, 13.2 ± 4.8	−50.9 ± 4.8	20.0 ± 4.3
P. uliginosus	15.0 ± 3.2		
P. latitans	−41.4 ± 3,5		
P. lugubris	−24.7 ± 4.2		

Temperaturpräferenz der Hahniidae

Die getesteten ♀♀ (es wurden nur ♀♀ untersucht) der Hahniidae haben bis auf eine Ausnahme *(H. montana)* eine charakteristische Frequenzverteilung mit einem ausgeprägten Maximum (Abb. 5). Während die in tiefer Streu, zwischen Pilzhyphen und moderndem Gras lebende *H. helveola* unter beiden getesteten Feuchtigkeitsbedingungen die kühlen Regionen vorzieht, ist die Frequenzverteilung von *H. montana* (100% r. F.) mehr oder weniger gleichverteilt oder (55–60% r. F.) zu höheren Temperaturen verschoben. Eine deutliche Reaktion auf die unterschiedlichen Feuchtigkeitswerte finden sich nur bei *Antistea elegans*. Diese besitzt bei 100% r. F. ein ausgeprägtes Maximum bei 25–30° C. Bei 55–60% r. F. jedoch halten sich die Tiere vermehrt in niedrigeren Temperaturzonen auf (Abb. 5). Die Vorzugstemperatur nimmt also um mehr als die Hälfte von 23,4° C (Zentralwert) auf 11,5° C (Zentralwert) ab.

Feuchtigkeitspräferenz der Hahniidae

Für die Auswertung der Feuchtigkeitspräferenz wurden alle Kammern berücksichtigt. Vergleicht man den prozentualen Feuchtigkeitsüberschuß, so kann, obgleich sich alle Arten häufiger in den feuchteren Kammern aufhielten, eine deutliche Rangfolge festgestellt werden:

Antistea elegans: $p_F = 93.8 \pm 2.1\,\%$; N = 130
Hahnia helveola: $p_F = 46.7 \pm 4.2\,\%$; N = 139
$p_F = 62.0 \pm 4.1\,\%$; N = 137
Hahnia montana: $p_F = 43.8 \pm 5.2\,\%$; N = 89
$p_F = 13.4 \pm 3.3\,\%$; N = 104

Helligkeitspräferenz der Hahniidae

Es wurden 2 Versuche unter gleichen Bedingungen durchgeführt, die jedoch recht unterschiedliche Resultate ergaben. Doch kann zumindest festgestellt werden, daß *A. elegans* (p_D = –48,8± 6,1%, N = 66; p_D = –100%, N = 38) und *Hahnia montana* (p_D = –7,4± 2,3%, N = 121; p_D = –52,2 ± 4,7%, N = 109) hellere Bedingungen vorziehen, während *Hahnia helveola* (p_D = +43,2± 5,7, N = 74) mehr im Dunkleren lebt.

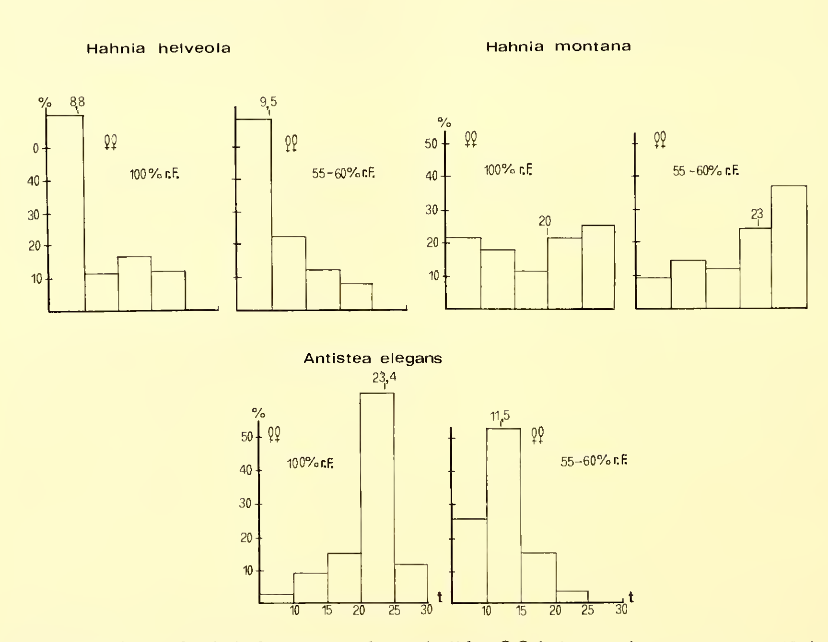


Abb. 5: Verteilung der Aufenthaltsfrequenzen der Hahniidae ♀♀ bei 100% bzw. 55–60% r. F. im Temperaturgradienten. N = Zahl der Ablesungen. *Hahnia helveola,* 100%: N = 216; 60%: N = 141; *Hahnia montana,* 100%: N = 68; 60%: N = 91; *Antistea elegans,* 100%: N = 425; 60%: N = 427.

Temperaturpräferenz der Linyphiidae

Die Frequenzverteilung der streubewohnenden *Microneta viaria* ist bei 100% r. F. 2gipfelig und bei 55–60% r. F. nahezu gleichverteilt (Abb. 6). Auch die Zentralwerte unterscheiden sich nur um 2°C.

Eine ganz andere Verteilung zeigt die feuchtigkeitsliebende *Hilaira excisa.* Während sie sich bei 100% r. F. hauptsächlich zwischen 15–20°C aufhält, ist sie bei 55–60% r. F. viel häufiger mit einem ausgeprägten Maximum in kühleren Teilen der Temperaturorgel anzutreffen. Auch die Zentralwerte unterscheiden sich deutlich (Abb. 6).

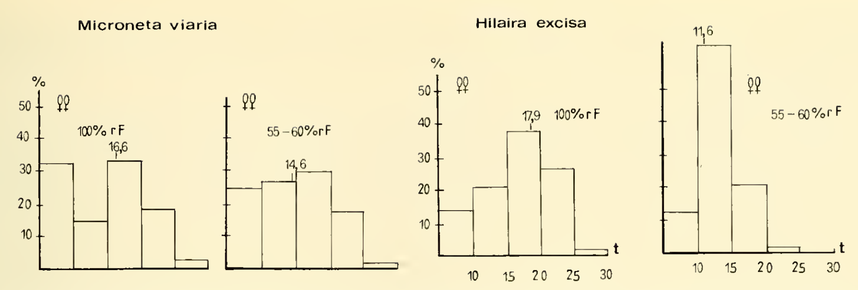


Abb. 6: Verteilung der Aufenthaltfrequenzen der Linypiidae ♀♀ bei 100% bzw. 55–60% r. F. im Temperaturgradienten. *Microneta viaria*, 100%: N = 109; 60%: N = 111; *Hilaira excisa*, 100%: N = 64; 60%: N = 75. N = Zahl der Ablesungen.

Feuchtigkeits- und Helligkeitspräferenz der Linyphiidae

Vergleicht man den prozentualen Feuchtigkeits- bzw. Trockenheitsüberschuß, so ergeben sich deutliche Unterschiede zwischen den beiden untersuchten Arten. Während *H. excisa* die feuchten Kammern besonders bevorzugt (p_F = 95 ± 0,5%, N = 80; p_F = 68,5 ± 4,8%, N = 89), ist *M. viaria* mehr in den trockeneren Kammern anzutreffen (p_F = –10,5 ± 3,5%, N = 76; p_F = –3,7 ± 2%, N = 81).

Die Versuche zur Helligkeitspräferenz ergaben keine eindeutigen Ergebnisse.

Vergleich der Ergebnisse zur Temperaturpräferenz mit denen von Nørgaard (1951)

Ein Vergleich der Ergebnisse mit denen von Nørgaard (1951) ist nur bedingt möglich. Nørgaard hat die Arten *Pirata piraticus* und *Pardosa pullata* (die VT sind in Abb. 4 mit aufgenommen und mit ● bezeichnet) in einem Temperaturgradienten von 5–50° C untersucht, dabei jedoch keine Feuchtigkeitswerte der Orgel angegeben. Seine Versuche zeigen:

a) Die Temperaturpräferenda für *Pirata piraticus* (18–32° C, ♀♀ m. K., ♀♀, ♂♂) liegen 4–10° C unter denen von *Pardosa pullata*.

b) Zwischen den Temperaturpräferenda der Geschlechter von *P. pullata* bestehen keine Unterschiede. Sie liegen zwischen 28 und 36° C.

c) Die ♀♀ m. K. von *P. piraticus* besitzen ein höheres Temperaturmaximum (26–32° C) als die ♀♀ und die ♂♂ (18–24° C) dieser Art.

d) Die Differenz der Temperaturunterschiede in der Orgel entspricht ausgesprochen gut denjenigen des Habitats.

Zu a) Die beträchtlichen Unterschiede in der Vorzugstemperatur, die Nørgaard gefunden hat, entsprechen meinen Ergebnissen außerordentlich gut. *P. lugubris* besitzt in beiden Geschlechtern zumindest bei 55–60% r. F. eine bedeutend höhere Temperaturpräferenz als alle untersuchten *Pirata*-Arten (Abb. 3).

Zu b) Allerdings liegt die Temperaturpräferenz der Waldart *P. lugubris* deutlich unter der von *P. pullata* (Abb. 4), einer euryöken Art offenen Geländes. Auch zeigen sich geringe Unterschiede in der Temperaturpräferenz der Geschlechter bei *P. lugubris* (Abb. 4).

Zu c) Ein Vergleich der *Pirata*-Arten zeigt, daß die Temperaturpräferenda von *P. latitans* denen von *P. piraticus* am ähnlichsten sind (Abb. 4). Bei *P. latitans* sind wie bei *P. piraticus* deutliche Unterschiede der Temperaturpräferenda festzustellen (♀♀ m. K. Zentralwert: 26° C, ♂♂: 20° C, ♀♀: 23,4° C). Die Maxima der ♀♀ m. K. von *P. piraticus* (26–32° C) und von *P. latitans* (25–30° C) liegen nahe zusammen, und auch die Maxima der ♀♀ und der ♂♂ von *P. piraticus* (18–24° C) entsprechen denen von *P. latitans* weitgehend (Abb. 3). Dies gilt allerdings nur für die Versuche, die bei 100%

r. F. durchgeführt wurden. Die Werte der ombrophilen Arten *P. uliginosus* und *P. hygrophilus* liegen bei 100% r. F. geringfügig bzw. erheblich niedriger als bei den mehr heliophilen Arten *P. piraticus* und *P. latitans* (Abb. 4).

Zu d) Tab. 2 zeigt die Temperaturunterschiede der etwa 8 m auseinanderliegenden Habitate von *P. lugubris* (Buchenwald) und *P. hygrophilus* (Ufer). 1979 wurden in der heißesten Woche maximale Temperaturunterschiede von knapp 6° C erreicht. Dies läßt sich zwar relativ gut mit den Unterschieden der Temperaturpräferenda korrelieren, doch entspricht es nicht exakt den Differenzen der Zentralwerte beider Arten (Abb. 4). Die maximalen Differenzen (♀♀: 8,5°C, ♀♀ m. K.: 8°C, ♂♂: 1,5°C) lassen sich nicht wie NØRGAARD es mit seinen Arten vermochte, genau mit den Temperaturpräferenzen der Habitate korrelieren.

Tab. 2 Maximale und minimale Wochentemperatur und ihre Schwankungsbreite von Standort D (Biotop von *Pardosa lugubris* und *Pirata hygrophilus*)

	Schwankung		Maximum		Minimum	
	Wald	Ufer	Wald	Ufer	Wald	Ufer
22.5. - 29.5.	7.3	3.6	14.4	10.4	7.1	6.5
29.5. - 5.6.	6.5	3.1	15.7	11.3	9.2	8.2
5.6. - 12.6.	9.6	5.3	20.5	15.4	10.9	10.1
24.6. - 31.7.	10.0	4.3	20.8	15.0	10.8	10.7

Schwankung: Differenz zwischen dem Tagesmaximum und dem nächtlichen Minimum über eine Woche gemittelt.

Vergleich der Ergebnisse zur Temperaturpräferenz mit denjenigen von WOLSKA (1957)

WOLSKA (1957) hat ebenfalls an Spinnen Temperaturpräferenzversuche durchgeführt. Allerdings nicht wie NØRGAARD und ich im Mai und Juni, sondern im Dezember und Februar. WOLSKA untersuchte folgende winteraktive Spinnen: *Lycosa agrestis, Linyphia phrygiana* und *Lepthyphantes minutus*. Bei *L. agrestis* hing die VT von der Jahreszeit ab, in der sie gefangen wurde. Das Diagramm von WOLSKA S. 202 zeigt für Dezember +1° C, für Anfang Februar +3,2° C und für Mitte Februar + 3° C. Die Arten besitzen demgemäß keine absoluten Temperaturpräferenda, sondern diese sind von der im Habitat herrschenden Temperatur stark beeinflußt.

Diskussion

Die Laboruntersuchungen zeigen, daß deutliche Unterschiede zwischen den Arten feuchter Biotope (*Pirata*-Arten, *Antistea elegans, Hilaira excisa*) und Streubewohnern des Waldesinnern (*Pardosa lugubris, Hahnia helveola, Hahnia montana, Microneta viaria*) vorhanden sind. Daher fragt sich:

a) Ob und auf welche Weise die erzielten Ergebnisse mit den mikroklimatischen Verhältnissen der von den Arten besiedelten Biotope korrelierbar sind?

b) Welcher der abiotischen Faktoren vor allem begrenzend für die Arteinnischung wirkt?

Zu a) Das Kleinklima der mehr offenen Feuchtstellen an bewachsenen Ufern und der inneren Waldhabitate unterscheidet sich deutlich. Am Ufer wird von der bis zu 80 cm hohen krautigen Vegetation eine vergleichsweise niedrige Temperatur (zumindest in den Sommermonaten, wenn die Vegetation voll ausgebildet ist) mit recht ausgeglichenen tageszeitlichen Schwankungen gewährleistet (Tab. 2). Außerdem herrscht in der Ufervegetation eine relativ hohe Luftfeuchtigkeit (Verdunstungswerte z. B. Transsekt L 1980 in BAEHR 1983). Da solche Feuchtstellen kleine Lichtungen im Wald bilden, ist auch

die Belichtung relativ hoch (in der krautigen Vegetation: 3 000–10 000 Lux, bei direkter Sonnenbestrahlung 50 000 Lux).

Im Waldesinnern herrschen ganz andere kleinklimatische Verhältnisse. Die Temperaturen sind durchschnittlich etwas höher als im Uferbereich, und besonders die tageszeitlichen Schwankungen sind viel stärker ausgeprägt (Tab. 2). Die Feuchtigkeitsmessungen zeigen, daß die durchschnittliche Verdunstungsrate im Wald rund 5mal höher liegt (Baehr 1983) als im Uferbereich. Auch die Belichtung ist mit 600–800 Lux gegenüber 3 000–10 000 Lux stark herabgesetzt (5. 8. 1981).

Diesem Kleinklima entsprechend suchen alle getesteten Arten der Feuchtstellen im Versuch die feuchtesten Kammern am häufigsten auf, bzw. halten sich nur in denselben auf. Ihre absoluten Vorzugstemperaturen liegen im Bereich von 18–23° C bei 100% r. F. und schwanken damit um rund 5° C. Gemeinsam ist jedoch allen 3 untersuchten Arten, daß sie äußerst sensibel auf eine Änderung, d. h. Erniedrigung, der Luftfeuchtigkeit (im Experiment von 85–100% auf 55–60% r. F.) mit einer erniedrigten Vorzugstemperatur reagieren (*Pirata hygrophilus:* 3–6° C; *Hilaira excisa:* 6° C; *Antistea elegans:* 11° C).

Die Versuche zeigen, daß, zumindest bei den Spinnen der Feuchtstellen, sich die Vorzugstemperatur sehr stark nach der herrschenden Luftfeuchtigkeit richtet. Auch Engelhardt (1964) bemerkt, daß Angaben über Vorzugstemperaturen, bei denen die im Versuch herrschende Luftfeuchtigkeit nicht angegeben wird, nahezu wertlos sind. Außerdem scheint sich die Vorzugstemperatur der Arten allgemein nach der aktuellen Jahrestemperatur zu richten, wie die Arbeiten von Wolska (1957) und Nørgaard (1951) beweisen. Eine Festlegung der absoluten VT einer Art, gekoppelt mit einem bestimmten Feuchtigkeitswert, wie Coener & Strass (1975) dies für zwei *Blattaria*-Arten durchführen, scheint mir, zumindest für die Spinnen der Uferregionen, nicht möglich und auch nicht sinnvoll zu sein, da die Tiere im Habitat auch tages- und jahreszeitlichen Temperaturschwankungen ausgesetzt sind und sich daran anpassen müssen. Biologisch sinnvoll scheint nur ein Vergleich der relativen Vorzugstemperaturen von Arten, die zur gleichen Jahreszeit mit konstanten Feuchtigkeitswerten untersucht werden und denselben großklimatischen Raum besiedeln.

Auch die Versuche zur Resistenz gegen Austrocknung (Baehr & Eisenbeis 1985) zeigen bei den untersuchten Individuen von *P. hygrophilus* und *Antistea elegans* eine ausgesprochen niedrige Resistenz, d. h., diese Tiere können nur in sehr feuchten Lebensräumen existieren. Auch die beiden übrigen *Pirata*-Arten, die zur Fauna des Schönbuchs gehören, *P. latitans* und *P. uliginosus,* geben einen Eindruck, inwieweit abiotische Faktoren die Arteinnischung beeinflussen können. Beide Arten sind nach den Präferenzversuchen sehr feuchtigkeitsliebend. Außerdem reagieren sie auf erniedrigte Feuchtigkeitswerte mit Erniedrigung ihrer VT, allerdings in ganz unterschiedlichem Maße. *P. latitans,* die feuchte, aber besonnte Stellen auf lehmigen Waldwiesen bewohnt, reagiert auf Feuchtigkeitserniedrigung extrem, während die in feuchter und trockener Grasvegetation des Kiefernwaldes häufige *P. uliginosus* von den *Pirata*-Arten am schwächsten reagiert. Die Resistenzversuche (Baehr & Eisenbeis 1985) zeigen eine ähnliche Empfindlichkeitsabstufung: *P. hygrophilus* (am empfindlichsten), *P. latitans, P. uliginosus* (sehr resistent). Diese Sensibilität könnte mit der Stabilität der jeweils bewohnten Biotope zusammenhängen. Die Feuchtstellen im Schönbuch sind infolge des geologischen Untergrundes (Mergel) im Jahresverlauf sehr starken Schwankungen des Wasserstandes unterworfen und trocknen sogar häufig gänzlich aus. Dies gilt in besonderem Maße für die feuchten Lehmstellen, aber zum Teil auch für die Waldtümpel, so daß die feuchtesensiblen Arten den Rückgang der Feuchtigkeit registrieren und sich auf diese Verhältnisse einstellen müssen. Sie können entweder dem sich zurückziehenden Wasserstand folgen oder müssen ganz neue Lebensräume aufsuchen. Am stärksten davon betroffen ist *P. latitans,* deren offene, besonders wechselfeuchte Habitate die stärksten Schwankungen im Jahresverlauf zeigen, so daß die Art dementsprechend die feinste Reaktion zeigen muß. Die Habitate von *P. hygrophilus* und vor allem von *P. uliginosus* (Waldtümpel) sind dagegen längst nicht so großen jahres- und tageszeitlichen Schwankungen unterworfen. Außerdem kann sich *P. uliginosus* in das Lückensystem des die Tümpel umgebenden Rätsandsteins zurückziehen, wo die Art auch bei anhaltender Trockenheit recht ausgeglichene Verhältnisse vorfindet.

Auf die ganz andersartigen kleinklimatischen Verhältnisse im Waldesinnern haben sich die untersuchten Streubewohner eingestellt (Bewohner der besonnten Streuoberfläche: *Pardosa lugubris;* Streubewohner: *Hahnia montana, Microneta viaria;* Bewohner der tieferen Streuschichten: *Hahnia helveola).*

Alle 4 Arten sind nach den Versuchen viel weniger feuchtigkeitsliebend als die Arten des Uferbereichs. Außerdem zeigen sie in ihrer Temperaturwahl keinerlei Reaktion auf Feuchtigkeitsänderung. Während *P. lugubris* und *H. helveola* eine ausgeprägte Vorzugstemperatur (Maximum im Temperaturgradienten) besitzen, ist eine solche bei *M. viaria* und *H. montana* nicht vorhanden. Dieses Verhalten hängt vermutlich mit den speziellen Lebensbedingungen der Arten zusammen. In den offenen Buchenwaldhabitaten, deren Streuoberfläche *P. lugubris* bewohnt, herrschen vergleichsweise hohe tageszeitliche Temperaturschwankungen (Tab. 2), und auch die Luftfeuchtigkeit ist vergleichsweise niedrig. Trotz der großen tages- bzw. jahreszeitlichen Temperatur- und Feuchteschwankungen ist das Klima über Jahre gesehen jedoch sehr stabil. Entsprechend verhält sich *P. lugubris.* Sie zieht (besonders die ♀♀ m. K.) hohe Temperaturen und Lichtintensitäten vor und reagiert auf Erniedrigung der Luftfeuchtigkeit im Temperaturgradienten nicht. Sie ist auch relativ wenig feuchteabhängig und viel resistenter gegen Austrocknung als die übrigen untersuchten Lycosidae (Baehr & Eisenbeis 1985).

Das Mikroklima der Streu selbst ist demgegenüber viel ausgeglichener. Die tageszeitlichen Temperaturschwankungen sind zwar noch vorhanden, aber davon abgesehen ist dieser Lebensraum mit seinen klimatischen Bedingungen sehr konstant. Dies gilt um so mehr, je tiefere Streuschichten in Betracht gezogen werden.

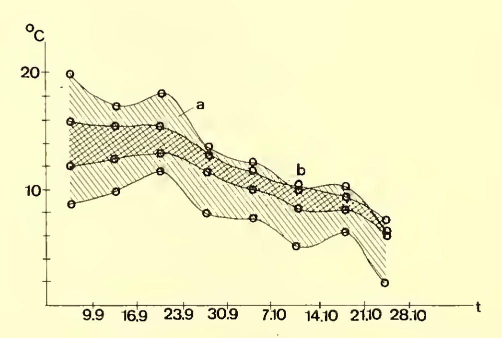


Abb. 7: Temperaturverlauf in 1 cm tiefer (a) und 8 cm tiefer (b) Kiefernnadelstreu. Werte: 2.9.–28.10.1981. Die Temperaturen entsprechen den Temperaturen der Biotope von *Hahnia montana* (a) und *Hahnia helveola* (b). Die oberen Werte der Kurven entsprechen dem durchschnittlichen Wochenmaximum, die unteren Werte dem durchschnittlichen Wochenminimum.

Abb. 7 zeigt den Temperaturverlauf bzw. die Schwankungsbreite während 2 Monaten in der Streu in 1 cm bzw. 8 cm Tiefe. In 1 cm Tiefe sind die Temperaturen relativ hoch und die Temperaturschwankungen sind noch deutlich, während in 8 cm Tiefe die Schwankungsbreite stark abnimmt bzw. die Temperaturen viel niedriger sind. Insgesamt herrscht jedoch in beiden Lebensräumen ein konstantes Klima vor, das an der Oberfläche relativ trocken (siehe Evaporimeterwerte von Transsekt J Baehr 1983), in 8 cm Tiefe sehr feucht sein dürfte. In dieser Tiefe wachsen Pilzmycelien, die eine hohe Feuchtigkeit benötigen, außerordentlich gut.

Entsprechend sind die hier lebenden und im Versuch getesteten Arten angepaßt. Die tief in der Streu, zwischen Pilzmycelien lebende *Hahnia helveola* (eigene Beobachtung) ist sehr lichtscheu und besitzt eine ausgeprägte, aber sehr niedrige VT. Sie reagiert nicht auf Feuchteänderungen, obwohl sie etwas feuchtepräferenter als die beiden anderen Streuarten ist. Allerdings ist sie wenig resistent gegen Austrocknung (Baehr & Eisenbeis 1985). Niedrige VT, relativ großes Feuchtigkeitsbedürfnis und relativ geringe Resistenz gegen Austrocknung passen gut zu den Klimaverhältnissen der tieferen Streuschicht.

Die beiden in der oberen Streuschicht lebenden Arten *M. viaria* und *H. montana* reagieren ebenfalls nicht auf Feuchteschwankungen, die auch in der oberen Streuschicht nicht groß sein dürften, sind jedoch etwas mehr resistent gegenüber der Austrocknung (BAEHR & EISENBEIS 1985) und besitzen keine definierte Vorzugstemperatur. Dies sind vermutlich Anpassungen an ein ebenfalls recht stabiles Habitat, die jedoch geringen Schwankungen unterworfen sein können. Vergleicht man die Reaktion gegenüber abiotischen Faktoren bei den Bewohnern der Streuschicht und Streuoberfläche des Waldes und denjenigen der feuchten, bewachsenen Ufer, dann lassen sich einige charakteristische Merkmale zusammenfassen, die vielleicht im Zusammenhang mit den Eigenschaften der besiedelten Habitate stehen.

a) Die dicht bewachsenen Uferränder bilden zwar einen ziemlich stabilen Biotop, was den hohen Grad der Feuchtigkeit und die geringen tageszeitlichen Feuchteschwankungen angeht. Mit der Austrocknung der Gewässer im Jahresverlauf müssen die Spinnen aber eine Ortsveränderung vornehmen und innerhalb der Vegetation der sich zurückziehenden Feuchtigkeit folgen. Sie sind daher alle recht feuchtigkeitsliebend, ziemlich wenig gegen Austrocknung geschützt und sehr sensibel gegenüber Feuchteschwankungen.

b) Die Streuoberfläche der Wälder ist relativ trocken, dazu großen tages- und auch jahreszeitlichen Temperatur- und Feuchteschwankungen ausgesetzt. Die dort vorkommenden, tagaktiven, vagilen Arten sind daher recht heliophil, wenig feuchtigkeitsliebend und auch nur in geringem Maße sensibel gegen Feuchteschwankungen, dafür aber sehr resistent gegen Austrocknung. Sie versuchen sozusagen gar nicht erst, sich den schnell wechselnden Verhältnissen anzupassen, sondern entziehen sich diesen durch Vagilität und Trockenheitsresistenz.

c) Die Streuschicht der Wälder bildet einen mikroklimatisch relativ stabilen Biotop, je tiefer um so stabiler, mit großer Feuchtigkeit, geringen Schwankungen, sowohl tageszeitliche, wie jahreszeitliche, und mit in zunehmender Tiefe kühlerer Temperaturen. Die Streuarten benötigen daher keine Sensibilität gegenüber Feuchtigkeitsänderungen, da sie keine Ortsveränderungen durchführen müssen. Bei stärkeren Schwankungen müssen sich die Bewohner der oberen Streuschichten höchstens einmal etwas

Tab. 3 Faktorengefüge der untersuchten Lycosidae

Faktoren	P. lugubris	P. latitans	P. uliginosus	P. hygrophilus	T. terricola
Aktivität	tagaktiv	tagaktiv	tagaktiv	tagaktiv	nachtaktiv
Lichtpräferenz	heliophil	heliophil	ombrophil	ombrobiont	
Vorzugstemperatur	25 - 29°C	20 - 26°C	17 - 21.5°C	21 - 23°C	21 - 23°C
Vegetationsstruktur	bel. Streu, Moose, Heide trock. Grasv.	bel., feuchte Lehmstellen Waldwiesen	trockene, feuchte Grasv.	feuchte Grasv.	Waldesinnere u. Lichtungen
Vorzugsfeuchtigkeit	P_F = - 94 %	P_F = + 49 %	P_F = + 89 %	P_F = + 100 %	P_F = + 100 % *
Sensibilität auf Feuchtigkeitsschwankungen	keine	sehr stark 6 - 10°C	stark 3 - 5.5°C	stark 3 - 6°C	sehr stark*
Verdunstungsrate/h	1.3 %/h	4.6 %/h	3.5 %/h	6.3 %/h	0.7 %/h **

Vorzugstemperatur: bei 100 % r.F. gemessen
Vorzugsfeuchtigkeit: Werte siehe Tab.1
Sensibilität auf Feuchtigkeitsschwankungen: Die Werte entsprechen den Differenzen der VT bei 100% r.F. und der VT bei 55-60% r.F..
Verdunstungsrate/h bezieht sich auf den Wassergehalt des Tieres und ist bei 22°C und 0 % r.F. gemessen
*: Werte aus ENGELHARDT (1964) entnommen
**: Die Verdunstungsrate/h wurde bei 30°C und 75% r.F. von ENGELHARDT (1964) gemessen.

tiefer in die Streu verkriechen. Sie sind auch etwas toleranter gegenüber Beleuchtung, hohen Temperaturen und Austrocknung, während die Bewohner der äußerst klimakonstanten, tieferen Streuschichten viel stärker an niedrigere Temperaturen angepaßt, darüber hinaus licht- und austrocknungsempfindlich sind.

Diese Ausführungen machen deutlich, daß die in den Präferenzversuchen gefundenen Ergebnisse sehr gut den mikroklimatischen Verhältnissen der von den untersuchten Arten besiedelten Biotope entsprechen.

Zu b) Die hier diskutierten Faktoren, die möglicherweise zur Arteinnischung beitragen, wirken natürlich nicht unabhängig voneinander, sondern bedingen sich gegenseitig und können für verschiedene Arten in unterschiedlicher Weise einander unter- bzw. übergeordnet sein. Am Beispiel der gefundenen Lycosidae (im Untersuchungsgebiet traten 6 Arten häufiger auf, von denen 5 auf ihre abiotischen Ansprüche genauer untersucht worden sind, Tab. 3), die wegen ihrer vagilen Lebensweise nicht an Gerüststrukturen gebunden sind, soll abschließend versucht werden, dieses Faktorengefüge aufzuzeigen und den für jede Art begrenzenden Faktor bzw. die Faktoren herauszustellen, die für die spezielle Einnischung der Arten verantwortlich sind.

Die Feuchtigkeit ist vermutlich für alle Arten der am stärksten begrenzend wirkende Faktor. Hohe Feuchtigkeit bedingt im allgemeinen kühlere und ausgewogenere Temperaturen. Für verdunstungsempfindliche, terrestrische Tiere wie die Spinnen ist es wohl grundsätzlich günstiger, unter hoher Feuchtigkeit und gleichbleibender Temperatur zu existieren, da so keine zusätzlichen Energien zum Schutz vor Trockenheit bzw. zum physiologischen Ausgleich der Temperaturschwankungen benötigt werden. Tab. 3 zeigt das unterschiedlich große Feuchtigkeitsbedürfnis der meisten untersuchten Lycosidae, in Abhängigkeit davon ihre relativ niedrigen Vorzugstemperaturen und die große Sensibilität für Feuchteschwankungen.

Für die Lycosidae, die als Augentiere ihre Nahrung erjagen, ist sicherlich auch ein genügendes Maß an Belichtung von großer Bedeutung. Starke Belichtung bedingt jedoch normalerweise vergleichsweise hohe und stark schwankende Temperaturen und relativ niedrige Luftfeuchtigkeitswerte mit im Tagesverlauf ebenfalls großen Schwankungen.

An solche, vor allem in Lichtungen herrschende Bedingungen ist *P. lugubris* gut angepaßt. Sie ist als einzige der untersuchten Arten mehr xerophil, hat die höchste VT, ist vergleichsweise heliophil und reagiert nicht auf Feuchteänderungen. Ferner besitzt sie von den untersuchten Lycosiden-Arten die beste Resistenz gegen Austrocknung (Baehr & Eisenbeis 1985). Bei *P. lugubris* ist offensichtlich der Lichtfaktor dem Faktor Feuchtigkeit biologisch übergeordnet. Dies bedingt eine Anpassung an höhere Temperaturen und einen sehr stark ausgebildeten Verdunstungsschutz. Daher ist sie als einzige Art der untersuchten Lycosidae fähig, vergleichsweise warme und trockene Habitate, wie Lichtungen, zu besiedeln und ,,braucht" keine Sensibilität gegen Feuchteschwankungen. Ein gewisses Maß an Vegetation bzw. Streu braucht auch diese Art, vor allem als Versteckmöglichkeiten für die Jungspinnen vor den Nachstellungen der Adulten (Edgar 1969).

Auch für *P. latitans* scheint der Lichtfaktor von großer Wichtigkeit zu sein. Bei dieser Art besteht jedoch auch ein relativ hoher Feuchtigkeitsanspruch, der aber dem Lichtanspruch vermutlich untergeordnet ist. Die Biotope von *P. latitans* sind im Untersuchungsgebiet besonnte und warme, aber feuchte Lehmstellen in Waldwiesen. Hier herrschen sowohl hohe Lichtintensitäten, damit hohe Temperaturen mit starken Schwankungen, als auch eine hohe Luftfeuchtigkeit. Doch besteht in diesem Habitat auch die Gefahr des Austrocknens, so daß sich licht- und feuchtigkeitsliebende Tiere darauf einstellen müssen. *P. latitans* besitzt daher eine hohe Vorzugstemperatur und ein mäßiges Feuchtigkeitsbedürfnis, ist aber im Gegensatz zu *P. lugubris* längst nicht so gut gegen Austrocknung geschützt. Daher ist sie gezwungen, außerordentlich fein auf Änderungen der Luftfeuchtigkeit zu reagieren, denn sie muß in ihren vergleichsweise recht offenen Biotopen in der Lage sein, stärkeren Feuchtigkeitsschwankungen auszuweichen, indem sie sich in die dichtere Vegetation der Wiese zurückzieht oder sich neuen Lebensraum sucht.

Bei den 3 restlichen Arten stellt vor allem die genügend hohe Luftfeuchtigkeit den begrenzenden Faktor dar. Für sie spielt der Lichtfaktor eine untergeordnete Rolle, und zwar in unterschiedlichem Maße. *P. uliginosus* ist nicht auf direkte Belichtung angewiesen und siedelt zugunsten höherer und gleichbleibender Feuchtigkeit bzw. niedrigerer, gleichbleibender Temperaturen in der dichten, feuchten und trockenen Grasvegetation (Baehr 1983). Ihre Vorzugsfeuchte liegt fast so hoch wie bei den beiden restlichen Arten. Von den untersuchten Arten ist sie die kühlpräferenteste Art. Sie reagiert weniger stark als *P. latitans* auf Feuchteunterschiede, ist aber auch nicht im gleichen Maße dazu gezwungen, da sie viel geringeren Feuchteschwankungen ausgesetzt ist. *P. hygrophilus* meidet die direkte Belichtung noch stärker. Sie lebt unter den überhängenden Gräsern der Bülten, wo sie hohe Luftfeuchtigkeit und vergleichsweise kühle und ausgeglichene Temperaturen vorfindet. Da *P. hygrophilus* am unmittelbaren Gewässerrand lebt, ist sie eigentlich besonders von der Austrocknung ihres Habitats bedroht, weil sich viele Tümpel im Jahresverlauf sehr verkleinern. Vermutlich folgt *P. hygrophilus* aber der zurückweichenden Feuchtigkeit innerhalb der dichten Ufervegetation und ist daher auch sehr sensibel für Feuchteschwankungen. Bei *T. terricola* schließlich ist der Lichtfaktor zugunsten des Feuchtigkeitsfaktors ganz ausgefallen. Sie ist nachtaktiv und kann deswegen die höhere Luftfeuchtigkeit (100% r. F. siehe Engelhardt 1964), die in der Nacht im Wald herrscht, ausnützen. Auch von den ungünstigen Lichtverhältnissen, die tagsüber im Waldesinneren herrschen, ist sie ganz unbeeinflußt. Sie besiedelt daher als einzige Lycoside des Untersuchungsgebiets neben den Lichtungen auch das Waldesinnere. Durch ihre nachtaktive Lebensweise weicht sie möglicherweise zugleich der Konkurrenz der tagaktiven Ameisen aus. Auch ihre vergleichsweise beträchtliche Größe (8–14 mm) könnte im Zusammenhang mit der Konkurrenz der Ameisen stehen, ist aber möglicherweise mehr der Anpassung an das Nahrungsangebot im Wald zu verstehen.

Die hier angeführten Lycosiden zeigen, wie die Faktoren in verschiedenartiger Reihenfolge für die Einnischung der Arten begrenzend wirken können. Es wird aber auch deutlich, daß in ähnlicher Weise, wie es Schaefer (1974) für 3 Lycosiden festgestellt hat, abiotische Faktoren die weitaus wichtigste Rolle für die Verteilung und Einnischung der Arten spielen.

Literatur

Baehr, B. 1983: Vergleichende Untersuchungen zur Struktur der Spinnengemeinschaften (Araneae) im Bereich stehender Kleingewässer und der angrenzenden Waldhabitate im Schönbuch bei Tübingen. – Diss. Univ. Tübingen

Baehr, B. & Eisenbeis, G. 1985: Comparative investigations on the resistance to desiccation in Lycosidae, Hahniidae, Linyphiidae and Micryphantidae (Arachnida, Araneae). – Zool. Jb. Syst. **112:** 225–234

Becker, J. 1977: Die Trockenrasenfauna des Naturschutzgebietes Stolzenburg (Nordeifel). – Decheniana **130:** 101–113. Bonn

Bodenheimer, F. S. & Schenkin, D. 1928: Über die Temperaturabhängigkeiten von Insekten. I. Über die Vorzugstemperatur einiger Insekten. – Z. vgl. Physiol. **8:** 1–15

Braun, R. 1976: Zur Autökologie und Phänologie einiger für das Rhein-Main-Gebiet und die Rheinpfalz neue Spinnenarten (Arachnida: Araneida). – Jahrb. Nass. Ver. f. Natkde. **103:** 24–68. Wiesbaden

Braun, R. & Rabeler, W. 1969: Zur Autökologie und Phänologie der Spinnenfauna des Altmoränen-Gebiets. – Abh. Senck. naturforsch. Ges. **522:** 1–89

Casemir, H. 1976: Beitrag zur Hochmoorspinnenfauna des Hohen Venns (Hautes Fagnes) zwischen Nordeifel und Ardennen. – Decheniana **129:** 38–72. Bonn

Coener-Strass, D. 1975: Ökologische Untersuchungen an den beiden Schaben-Arten *Periplaneta americana* (L.) und *Blaberus trapezoideus* Burm. (Blattaria): Vorzugstemperatur und Vorzugs-Luftfeuchtigkeit, Transpiration und Sorbtion. – Diss. Univ. Bonn.

Edgar, W. D. 1969: Prey and predatores of the Wolf Spider *Lycosa lugubris*. – J. Zool. **159:** 405–411. London

Engelhardt, W. 1964: Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Trochosa* C. L. Koch, 1848 (Araneae, Lycosidae). Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autökologie. – Z. Morph. Ökol. Tiere **54:** 219–392

Harm, M. 1966: Die europäischen Hahniidae (Arach., Araneae). – Senck. biol. **47:** 345–370. Frankfurt

HEERDT, P. F. v., ISINGS, J. & NIJENHUIS, E. 1957: Temperature and humidity preferences of various Coleoptera from duneland area of Terschelling. II. – Kon. Nederl. Acad. Wetensch. Proc. **60:** 99–106

HIEBSCH, H. 1977: Beitrag zur Spinnenfauna der geschützten Hochmoore im Erzgebirge. – Veröff. Mus. Naturk. Karl-Marx-Stadt **9:** 31–52. Dresden

KNÜLLE, W. 1952: Die Bedeutung natürlicher Faktorengefälle für tierökologische Untersuchungen, demonstriert an der Verbreitung der Spinnen. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven, 1951: 418–433. Leipzig

KRÜGER, F. 1952: Zwei neue Temperaturorgeln. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven, 1951: 263–267. Leipzig

LEHMANN, W. 1958: Beiträge zur Fauna von *Sphagnum*polstern. – Abh. u. Ber. Staatl. Mus. f. Tierkde. **24:** 89–103. Dresden

LOCKET, G. H. & MILLIDGE, A. F. 1951: British Spiders. – Ray Soc. Vol. **I.** London

MAURER, R. 1980: Beitrag zur Tiergeographie und Gefährdungsproblematik schweizerischer Spinnen. – Rev. Suisse Zool. **87:** 279–299. Genf

NØRGAARD, E. 1951: On the ecology of two Lycosid Spiders *(Pirata piraticus* and *Lycosa pullata)* from a Danish *Sphagnum* bog. – Oikos Acta oecol. Scand. **3:** 1–21. Kopenhagen.

PALMGREN, P. 1972: Studies on the Spider Populations of the Surroundings of the Tvärminne Zoological Station, Finnland. – Comm. Biol. **52:** 1–133

PERTUNEN, V. 1952: Humidity and light relations of *Sitophilus grananius* L., *S. orycae* L. (Col., Curculionidae), *Rhizopertha dominica* F. (Bostrychidae) and *Acanthoscelides obtectus* Say. (Bruchidae). – Ann. Ent. Fenn. **38:** 161–176

PIELOU, D. P. & GUNN, D. L. 1940: The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. I. The reaction of differences of humidity. – J. Exp. Biol. **17:** 286–294

SACHS, L. 1978: Angewandte Statistik. 5. Auflage. – Berlin, Heidelberg, New York

SCHAEFER, M. 1974: Experimentelle Untersuchungen zur Bedeutung der interspezifischen Konkurrenz bei 3 Wolfspinnen-Arten (Araneida: Lycosidae) einer Salzwiese. – Zool. Jb. Syst. **101:** 213–235

— — 1976: Experimentelle Untersuchungen zum Jahreszyklus und der Überwinterung von Spinnen (Araneida). – Zool. Jb. Syst. **103:** 127–289

TRETZEL, E. 1952: Zur Ökologie der Spinnen (Araneae). Autökologie der Arten im Raum von Erlangen. – Sitzungsber. Phys.-med. Soc. Erlangen **75:** 36–131

WASNER, U. 1977: Die *Europhilus*-Arten (Agonum, Carabidae, Coleoptera) des Federseeriedes. – Diss. Univ. Tübingen

WIEHLE, H. 1956: Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae). 28. Fam. Linyphiidae – Baldachinspinnen. – In: Die Tierwelt Deutschlands. Jena

WOLSKA, H. 1957: Wstepne badinia preferendum termicznym niektórych owadów i pajakẃspotykanych na śniegu. – Folia Biologica **V:** 195–208. Krakau

Dr. Barbara Baehr,
Zoologische Staatssammlung,
Münchhausenstr. 21
8000 München 60